

КРАТКИЕ НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 581.143

О. В. Москалева

ВЛИЯНИЕ ФИТОГОРМОНОВ НА МИТОТИЧЕСКУЮ АКТИВНОСТЬ ОРГАНОВ ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ

Известно, что фитогормоны оказывают влияние на рост растений посредством регуляции как растяжения клеток, так и их деления. Ауксин может и стимулировать и ингибировать растяжение клеток в зависимости от своей концентрации [Полевой В. В., Саламатова Т. С., 1977; Burström H., 1957; Hejnowicz Z., 1968, и др.], а в сочетании с цитокинином необходим для индукции клеточных делений [Бутенко Р. Г., 1975; Miller C. e. a., 1955]. Гиббереллины оказывают воздействие как на деление, так и на растяжение клеток [Строганова М. А., Полевой В. В., 1970; Сваринская Р. А., Газрилова Н. С., 1977; Cathey H. M., 1964; Sachs R. M., 1965; Kaufman P. B., 1967; Kigel J., 1981]. Абсцизовая кислота и этилен также могут регулировать оба этих процесса [Пиле П. Э., 1981; Pilet P. E., Rebeaud J. E., 1983; Rost T. L. e. a., 1986].

В проростках злаковых ауксин синтезируется верхушкой coleoptilia, а меристематические ткани корня ответственны за синтез цитокинина и, возможно, гиббереллинов [Дерфлинг К., 1985]. Нами было показано, что удаление coleoptilia и листа при сохраненном узле усиливает рост корня, а нанесение ИУК на срез надземной части тормозит это усиление. Рост мезокотилия изменялся противоположным образом. При этом ИУК усиливает рост остатка coleoptilia, одновременно тормозит, по сравнению с вариантом без обработки ИУК, рост остатков листьев. При удалении корней происходит незначительное снижение интенсивности роста всех надземных органов. Добавление кинетина усиливало рост coleoptilia, а гибберелловая кислота (ГК) стимулировала рост coleoptilia и листа. При совместном действии эти гормоны усиливали рост coleoptilia и мезокотилия, не оказывая заметного влияния на рост листьев [Москалева О. В., Полевой В. В., 1985]. Поскольку рост растений складывается из процессов деления и растяжения клеток, представляло интерес выяснение клеточных основ этих ростовых изменений. Целью настоящей работы, таким образом, было изучение влияния эндогенных и экзогенных гормонов на уровень митотической активности в проростках кукурузы в условиях, аналогичных таковым в вышеописанных опытах.

Материалы и методы. В работе использовали частично этилированные проростки кукурузы Буковинский-3. Зерновки после тщательной промывки замачивали на 2 ч в теплой воде и затем проращивали при 25°C в темноте в эмалированных ювелях на влажной фильтровальной бумаге. Все последующие операции с проростками проводили при рассеянном свете. У однодневных проростков удаляли эндосперм, а еще через сутки — органы, ответственные за синтез тех или иных фитогормонов: coleoptиль с листом (при этом происходит обеднение растений ауксином) или корень (что снижает в проростках уровень эндогенных цитокининов и гиббереллинов). В течение всех 6 суток опыта растения выращивали на полном питательном растворе Чеснокова, разбавленном в 10 раз (ППР). При удалении надземной части на срез наносили либо чистый ланолин, либо ланолин с добавлением ИУК (0,3%). Растения без корня выращивали либо на чистом ППР, либо на ППР с добавлением ГК и(или) кинетина в конечной концентрации 10 мг/л. Ежедневно отбирали средние по размеру растения для изучения митотической активности тканей проростков. Кончики корней длиной 5—6 мм и отрезки надземной части, содержащие узел и прилежащие к нему части мезокотилия, coleoptilia и листа, помещали в смесь 70% спирта, формалина и уксусной кислоты (90:5:5) и выдерживали под вакуумом для лучшей пропитки. После отмывки в 70% спирте отрезки обезжировали в изобутиловом спирте и ксилоле, заливали в парафин и приготавливали срезы толщиной 5—7 мкм. Обеспарафиненные препараты окрашивали гематоксилин-эозином.

Митотический индекс (МИ) рассчитывали из количества митозов на 500—1000 клеток. МИ определялся у 5—6 растений в возрасте от 1 до 6 суток в каждом варианте. Результаты обработаны статистически. На графиках приведены средние арифметические значения МИ и ошибка среднего арифметического.

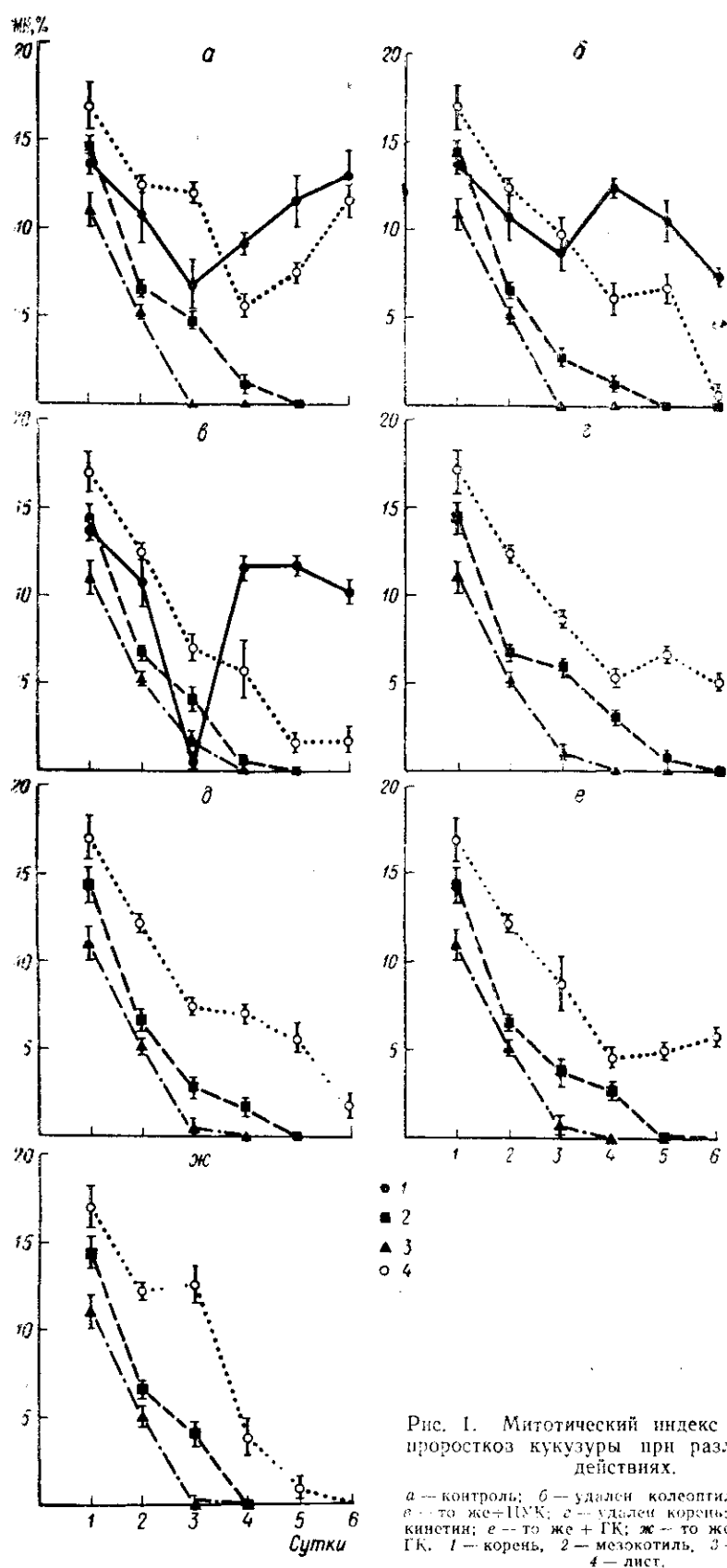


Рис. 1. Митотический индекс в органах проростков кукурузы при различных воздействиях.

а — контроль; б — удаление coleoptile с листом; в — то же + ИАА; г — удаление корня; д — то же + кинетин; е — то же + ГА; ж — то же + кинетин + ГА. 1 — корень, 2 — мезокотиль, 3 — coleoptиль, 4 — лист.

Результаты и обсуждение. Согласно литературным данным, в первые часы прорастания у злаков происходит активация митотических делений во всех осевых органах, однако первичным процессом является растяжение клеток [Обручева Н. В., 1982]. Наши исследования показали, что однодневные проростки кукурузы характеризуются высоким уровнем митотической активности во всех органах (рис. 1, а), причем митозы в них распределены практически равномерно. Исключение составляет лишь корень, в котором митозы концентрируются в апикальной зоне, хотя довольно большое количество делений наблюдается и в вышележащих участках. Ко 2—3-м суткам митозы в корне встречаются уже только в апикальной меристеме, и одновременно происходит некоторое снижение МИ, снова возрастающего на 4—5-е сутки. В надземных органах локализация митотической активности происходит ко 2-м суткам. В coleoptile и мезокотиле в это время начинается активное растяжение клеток и большая часть делений происходит в прилежащих к узлу участках. К 3-м суткам клетки coleoptile практически прекращают делиться, и в дальнейшем рост осуществляется исключительно за счет их растяжения. МИ в мезокотиле резко снижается только к 4—5 суткам, но все наблюдаемые в это время митозы приурочены к формирующимся проводящим пучкам, так что рост в длину мезокотила также обусловлен в основном растяжением клеток. В листьях МИ остается на высоком уровне, несколько снижаясь лишь на 4-е сутки, однако со 2-х суток в них, так же как и в coleoptile и мезокотиле, начинается активное растяжение клеток.

При удалении coleoptile с листом изменяется митотическая активность всех органов (рис. 1, б). В корне уже через сутки наблюдается тенденция к увеличению МИ, которое на 4-е сутки становится достоверным. ИУК предотвращает это увеличение (рис. 1, в). Та же зависимость характерна и для роста корней проростков. Это может указывать на то, что ИУК тормозит как деление, так и растяжение клеток корня. Однако такое действие ИУК может быть не прямым, а опосредованным как усилением продукции этилена [Дерфлинг К., 1985; Rost T. L. e. a. 1986], так и стимуляцией ИУК транспорта АБК [Borkovic V., Procházka S., 1985], вызывающих торможение роста и деления клеток корня.

Митотическая активность в основании остатка coleoptile и в прилежащих к узлу участках мезокотила под действием ИУК повышалась по сравнению с вариантом без обработки гормоном (рис. 1, б, в), что также согласуется с данными ростовых измерений. Ранее отмечалось [Москалева О. В., Полевой В. В., 1985], что нанесение ИУК на срез листьев тормозит их рост. Определение МИ в этом участке показало, что это торможение, вероятно, обусловлено значительным уменьшением количества делящихся клеток в основании листьев проростков под действием ИУК, причем

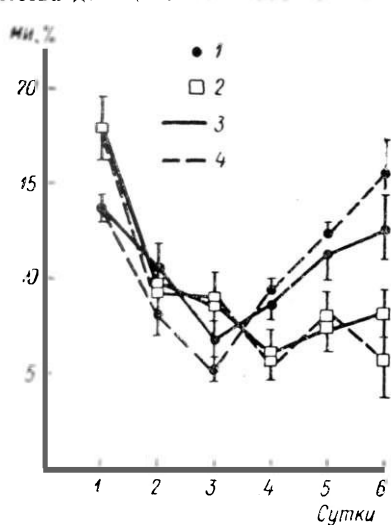


Рис. 2. Митотический индекс в корне и надземной части проростков кукурузы с эндоспермом и без него.

1 — корень, 2 — узел, 3 — без эндосперма, 4 — с эндоспермом.

к 6-м суткам это уменьшение прекращается. Физиологическое значение торможения ауксином роста листа на начальных этапах развития проростка кукурузы, вероятно, состоит в том, что рост листа не должен опережать рост coleoptile, защищающего лист до его выхода над поверхностью почвы.

При удалении корня митотическая активность в мезокотиле и coleoptile почти не изменялась, в то время как клетки в основании листьев делились значительно менее интенсивно, чем в контрольных растениях (рис. 1, г). МИ во всех надземных органах не изменялся существенно и при добавлении в среду кинетика (рис. 1, д) или ГК (рис. 1, е), в то время как рост проростков в этих вариантах изменялся весьма значительно, т. е. изменение роста происходило в основном за счет интенсификации роста растяжением. Присутствие в среде обоих гормонов, однако, привело к значительному увеличению МИ в листьях в первые же сутки гормонального воздействия (рис. 1, ж).

В работе Р. А. Сваринской и Н. С. Гавриловой [1977] показано, что обработка семян ячменя гиббереллином увеличивает МИ в листьях, однако это увеличение наблюдается лишь в первые 2 суток прорастания, а позже влияния гиббереллина на митотическую активность в листьях не обнаружено. М. А. Строганова и В. В. Полевой [1970] также отмечают, что усиление роста листьев кукурузы под действием ГК в возрасте 5,5 суток обусловлено большим растяжением клеток основания листа, а стимулирующее влияние ГК на деление клеток кратковременно и не играет решающей роли в данной ростовой реакции. В наших опытах ГК также вызы-

вала растяжение клеток в основании листьев, чего не наблюдалось в других вариантах.

Регуляция как деления, так и растяжения клеток в процессе развития проростка кукурузы, по всей видимости, осуществляется гормонами, вырабатываемыми осевыми органами проростка. В наших опытах удаление эндосперма у однодневных проростков кукурузы не оказывало сильного влияния как на рост, так и на митотическую активность корня и надземной части (МИ в надземной части определялся в целом в узле, без разделения на зоны) (рис. 2). Это может быть свидетельством в пользу того, что проросток кукурузы приобретает относительную фитогормональную независимость значительно раньше, чем полностью переходит на автотрофное питание, хотя в литературе имеются указания на то, что проросток начинает синтезировать собственные фитогормоны только после окончательного формирования зональной структуры корня и начала дифференциации тканей в надземной части [Обручева Н. В., 1982].

Таким образом, сравнивая МИ в органах проростков кукурузы с их ростом при изучении их в одних и тех же условиях, можно заключить, что регуляция роста корня посредством ИУК, вырабатываемой верхушкой coleoptilia, осуществляется за счет как изменения митотической активности апикальной меристемы корня, так и растяжения клеток. Изменение роста надземных органов определяется в основном не изменением количества входящих в них клеток, а степенью их растяжения, которая регулируется всем комплексом гормонов, вырабатываемых осевыми органами проростка.

Summary

The removal of coleoptile producing auxin causes the acceleration of root growth together with its mitotic activity. The removal of root diminishes the mitotic index (MI) in leaves but does not influence it in mesocotyl and coleoptile. IAA placed on the residue of shoot inhibits both the division and the elongation of root cells and stimulates mesocotyl and coleoptile cell elongation. Gibberellic acid stimulates elongation of leaf base cells and together with kinetin increases MI in leaves. It is concluded that the root growth regulation is realized by IAA effect on mitotic activity and elongation of root cells, and the shoot growth is regulated by a complex of plant hormones produced by axial organs.

Литература

- Бутенко Р. Г. Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений (35-е Тимирязевское чтение). М., 1975. — Дерфлинг К. Гормоны растений. Системный подход. М., 1985. — Москалева О. В., Полевой В. В. Влияние фитогормонов на рост проростков кукурузы // Вестн. Ленингр. ун-та. 1985, № 10. — Обручева Н. В. Прорастание семян // Физиология семян. М., 1982. — Пиле П. Э. Влияние эндогенных ингибиторов на процесс роста корней и их геореакцию // Рост растений и дифференцировка. М., 1981. — Полевой В. В., Саламатова Т. С. Растяжение клеток и функции ауксина // Рост растений и природные регуляторы. М., 1977. — Сваринская Р. А., Гаврилова Н. С. Митотический индекс в тканях проростков ячменя и эффект гиббереллина // Онтогенез 1977. № 4. — Строганова М. А., Полевой В. В. Деление, рост клеток и содержание нуклеиновых кислот в проростках кукурузы под влиянием гиббереллина // С.-х. биол. 1970. Т. 5, № 1. — Borkovic V., Procházka S. Possible explanation of IAA-stimulated transport of ^{14}C -ABA in long pea (*Pisum sativum* L.) epicotyl segments // Biol. plant. 1985. Vol. 27, N 2—3. — Burström H. Auxin and the mechanism of root growth // Symp. Soc. Exptl. Biol. 1957. Vol. 11. — Cathey H. M. Physiology of growth retarding chemicals // Annual Rev. Plant Physiol. 1964. Vol. 15. — Hejnowicz Z. Studies on the inhibitory action of auxin on root growth // Acta Soc. Bot. Polon. 1968. Vol. 27, N 3. — Kaufman P. B. Role of gibberellins in the control of intercalary growth and cellular differentiation in developing *Avena* internodes // Ann. N. Y. Acad. Sci. 1967. Vol. 144, N 1. — Kigel J. GA and IAA interactions controlling internode growth in decapitated plants of *Phaseolus vulgaris* L. // Bot. Gaz. 1981. Vol. 142, N 1. — Miller C., Skoog F., Saltz M. von., Strong F. Kinetin, a cell division factor from desoxyribonucleic acid // J. Amer. Chem. Soc. 1955. Vol. 77. — Pilet P. E., Rebeaud J. E. Effect of abscisic acid on growth and indolyl-3-acetic acid levels in maize roots // Plant Sci Lett. 1983. Vol. 31, N 2—3. — Rost T. L., Jones T., Robbins J. A. The role of ethylene in the control of cell division in cultured pea root tips: a mechanism to explain the excision effect // Protoplasma. 1986. Vol. 130, N 1. — Sachs R. M. Stem elongation // Ann. Rev. Plant Physiol. 1965. Vol. 16.

Статья поступила в редакцию 16 октября 1986 г.

Москалева О. В. Влияние фитогормонов на митотическую активность органов проростков кукурузы // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1987. Вып. 2 (№ 10). С. 118—121.

Удаление у проростков кукурузы coleoptily, вырабатывающего ауксин, приводит к усилению как роста корня, так и митотической активности в нем. Удаление корня приводит к снижению митотического индекса (МИ) в листьях, почти не влияя на таковой в мезокотиле и coleoptиле. ИУК, нанесенная на срез надземной части, подавляет как деление, так и растяжение клеток корня, усиливая растяжение клеток в мезокотиле и coleoptиле. Гибберелловая кислота усиливает растяжение клеток основания листа, а в сочетании с кинетином увеличивает и значение МИ в нем. Делается вывод, что регуляция роста корня осуществляется посредством влияния ИУК как на митотическую активность, так и на растяжение клеток корня, а рост надземных органов регулируется всем комплексом гормонов, вырабатываемых осевыми органами проростка. Библиогр. 18 назв. Ил. 2.